Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zur Kenntniss der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze

von

Privatdoc. Dr. Hans Molisch.

Aus dem pflanzenphysiolog. Institute der k. k. Universität in Wien.

(Mit 2 Tafeln.)

Einleitung.

Versucht man in die Literatur der Thyllenfrage etwas näher und vergleichend einzugehen, so stösst man alsbald auf vielfache Widersprüche, die der Klärung und auf zahlreiche Lücken, die der Ausfüllung bedürfen. Der Grund davon liegt zweifellos in der Schwierigkeit des Gegenstandes selbst. Ähnlich wie in der Hoftüpfelfrage kommt auch hier namentlich bezüglich der Entwicklungsgeschichte alles auf geeignetes Beobachtungsmaterial und auf möglichst feine Schnitte an.

Die Literatur über Thyllen ist keine grosse: sie umfasst nur vier wichtige Arbeiten, die sich speciell mit unserem Gegenstande abgeben, nämlich die gründliche Arbeit des oft genannten Ungenannten,[1] ferner die von Böhm,[2] Unger[3] und Rees.[4]

---

[1] Untersuchungen über die zellenartigen Ausfüllungen der Gefässe. Botanische Zeitung, 1845. S. 225. Daselbst auch die ältere Literatur.

[2] Über Function und Genesis der Zellen in den Gefässen des Holzes. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissenschaften. Wien 1867. 55. Bd. 2. Abth. S. 851.

[3] Über die Ausfüllung alternder und verletzter Spiralgefässe durch Zellgewebe. Ebenda 1867, 56. Bd. I. Abth. S. 751.

[4] Zur Kritik der Böhm'schen Ansicht über die Entwicklungsgeschichte und Function der Thyllen. Bot. Zeitg. 1868, S. 1.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Auf einige andere Abhandlungen, die jedoch der Thyllen nur vorübergehend Erwähnung thun, wird weiter unten eingegangen werden. Wie man sieht, sind die Thyllen bisher von Seite der Anatomen und Physiologen ziemlich stiefmütterlich behandelt worden. Dies muss besonders auffallen, wenn man bedenkt, mit welchem Aufwande von Fleiss und Mühe sonst nicht sehr wichtige Einzelheiten in der Anatomie behandelt werden. Die Thyllen sollten unsere Aufmerksamkeit eigentlich geradezu herausfordern, geben sie uns doch wichtige Aufschlüsse über das Leben der Holzparenchymzellen, über die Wachsthumsfähigkeit von mitunter schon sehr alten Zellwänden und nehmen sie doch bei vielen Gewächsen hervorragenden Antheil an der Kernholzbildung, an der Wundheilung und an der periodischen Stärkespeicherung im Holze.

Mit Rücksicht auf das Gesagte, hielt ich es für eine nicht undankbare Aufgabe, Bau und Function der Thyllen etwas genauer zu studiren; ich bin hiebei zu einigen Resultaten gelangt, die ich hiermit der Öffentlichkeit übergeben möchte, einerseits weil sie mir die vorhandenen Widersprüche in der Thyllenfrage zu beseitigen scheinen und anderseits weil die von mir im Anschluss an meine oben genannten Vorgänger gemachten Beobachtungen — ganz abgesehen von der Naturgeschichte der Thyllen selbst — in mehrfacher Hinsicht, so in Bezug auf Membranwachsthum und Wundheilung, von Interesse sein dürften.

I.

Entwicklung und Bau der Thyllen.

Über die Art und Weise, wie Thyllen sich entwickeln sollen, herrscht unter den verschiedenen Autoren keine Einigkeit. Ich will der Kürze halber zuerst die Entstehung der Thyllen so schildern, wie ich sie selbst gefunden und im Anschluss hieran die Ansichten früherer Forscher besprechen.

---

[1] Das Wort „Thylle“ wird mitunter unrichtigerweise „Tülle“ geschrieben. Da der Urheber des Wortes „Thylle“ (vgl. des Ungenannten bereits citirte Abhandlung, S. 241) dasselbe ausdrücklich von dem griechischen θύλαξ (Sack, Beutel) ableitet, so ist selbstverständlich die Schreibweise „Tülle“ zurückzuweisen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Thyllenbildung in Schrauben- und Ringgefässen. Als ausserordentlich günstiges Object für unseren Zweck empfehle ich alte Blattstiele verschiedener *Musa*-Arten, besonders von *Musa Ensete*. Ein weiteres ausgezeichnetes bereits von Unger gerühmtes Material bieten verschiedene *Canna*-Arten, deren Stengel in decimeterlange Stücke zerschnitten und durch zwei bis drei Wochen im Warmhaus als Stecklinge behandelt, Thyllen in den verschiedensten Entwicklungsstadien enthalten.

Ebenso instructiv erweisen sich verletzte Stengel einer in Gewächshäusern häufig gezogenen Pflanze, nämlich der *Boehmeria polystachya* und *argentea*, welche nach Verletzung unterhalb der Stengelschnittwunde sowohl in den Schrauben- als in den getüpfelten Gefässen reichlich und willig Thyllen bildet.

Beginnen wir mit *Musa*. Auf dem Querschnitte der grossen Gefässbündel der Blattrippe fällt in der Regel ein Schraubengefäss durch seine Weite auf. Zumeist liegen zwei bedeutend kleinere, aber doch noch ziemlich weite Gefässe in der Nähe; eines davon ist schraubenförmig, das andere gewöhnlich ringförmig verdickt. Schraubenwindungen und Ringe sind ziemlich weit von einander entfernt.[1]

Die beiden zuletzt erwähnten Gefässe sind in alternden Blattrippen oft auf weite Strecken vollständig mit Thyllen erfüllt. (Taf. II, Fig. 16.) Die Gefässwand ist ausserordentlich dünn und mit der benachbarten Parenchymzellwand zu einer selbst bei starker Vergrösserung homogen erscheinenden Haut verschmolzen. Diese letztere wächst blasenartig in den Gefässraum hinein und zwar bildet gewöhnlich das der Höhe eines Schraubenganges entsprechende Wandstück eine Thylle. (Fig. 3.) Thyllen können von allen Seiten in das Gefäss eindringen, doch ist in der Regel die von dem grossen Gefäss entferntere Seite die begünstigtere.

Die Thyllen können schliesslich aufeinander stossen, ihre Wände verwachsen auf das Innigste, so dass das Gefäss dann

[1] Ich gehe nicht näher darauf ein, ob hier Gefässe oder, wie Caspary will, nur gefässartige Tracheïden vorliegen. Auf Grund zahlreicher Isolirungsversuche kann ich jedoch bestimmt behaupten, dass ich in Übereinstimmung mit Caspary an den besagten Elementen Perforationen nicht wahrnehmen konnte. Vgl. Caspary, Gefässbündel, Monatsberichte der Berliner Akad. 10. Juli 1862, S. 452 und 476. (Citirt nach L. Wittmack *Musa Ensete*, ein Beitrag zur Kenntniss der Bananen, Halle 1867.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

von einem dichten Parenchymgewebe erfüllt zu sein scheint. Trotzdem die Thyllen in ihrer Gesammtheit hier ein echtes Gewebe zu bilden scheinen, kann doch von einem solchen nicht die Rede sein, da eine Abgliederung der Thylle von der Parenchymzelle mittelst einer Membran nach meinen Beobachtungen nicht eintritt, denn Parenchymzelle und deren Aussackung bilden immer ein Ganzes, auch dann, wenn die Zelle zwei bis drei Thyllen bildet, was ja häufig vorkommt.

Isolirt man grössere Gewebestücke aus dem *Musa*-Blattstiel mit mässig verdünnter Chromsäure, so gelingt es bei einiger Vorsicht leicht, die Schraubengefässe nur ein wenig aus ihrer natürlichen Lage zu verschieben. Hiebei trennt sich das ungemein leicht abrollbare Schraubenband von der mit der Parenchymzellwand innig und fest verwachsenen Gefässwand, ausgenommen an jener Seite, wo die Thyllen hauptsächlich in das Gefäss eindrangen. Nicht selten gelingt es, das Schraubenband, wenigstens streckenweise, ganz zur Seite zu schieben, wobei die Thyllen aus dem Gefässlumen herausgezerrt werden und nun ihren directen Zusammenhang mit den Parenchymzellen ganz unzweifelhaft erkennen lassen. (Fig. 16.)

Da die Schraubenbänder, wie bereits bemerkt, sich sehr leicht von der dünnen Gefässwand ablösen, ohne dass die im Innern der Bänder vorhandenen Thyllen aus ihrem Verband treten, so macht es oft den Eindruck, als ob man hier Gefässe vor sich hätte, deren Membran resorbirt worden, und von denen weiter nichts als das Schraubenband übrig geblieben wäre. Ich muss gestehen, dass ich selbst längere Zeit in der Meinung befangen war, die besagten Gefässe hätten ihre Wand bis auf das Schraubenband eingebüsst, allein ich überzeugte mich später, dass denselben doch eine allerdings sehr dünne Wand zukommt, welche bei der Isolirung des Gewebes an der Parenchymwand haften bleibt, während das Schraubenband bei der geringsten Zerrung schon abrollt. Indem dieses von den Thyllen oft vollständig erfüllt ist, gewinnt es den Anschein, als ob hier ein Gefäss vorliege, dessen Schraubenband aussen anstatt innen verläuft. Die scheinbare innere Gefässwand wird nämlich von den Thyllenwänden gebildet. Noch leichter ist eine Täuschung bei Schraubengefässen von *Sambucus nigra* möglich, da hier oft

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

eine einzige Thylle auf ziemlich weite Strecken in dem Gefäss, das Innenrelief desselben nachahmend, schlauchartig vordringt und mit ihrer, der schraubigen Verdickung sich innig anschmiegenden Wand, die Gefässwand zu bilden scheint. (Fig. 12.) Dergleichen Präparate haben offenbar Moldenhawer seinerzeit[1] zu der irrigen Meinung verleitet, dass die Schraubenbänder um die Membran der Gefässe — also aussen und nicht innen verlaufen.

Wie bei *Musa* finde ich die Entwicklung der Thyllen auch bei *Canna* (hier von Unger bereits richtig geschildert), *Hedychium*, *Maranta* und *Boehmeria*[2]. Auch hier entspricht zumeist die Basis einer Thylle der Höhe einer Schraubenwindung (Fig. 1), und da die Länge einer Parenchymzelle oft der Höhe zweier und mehreren Schraubenwindungen gleichkommt, so kann eine Parenchymzelle — und dies geschieht auch häufig — mehrere Thyllen bilden. (Fig. 1.)

Die Entwicklung der Thyllen in Ringgefässen erfolgt in gleicher Weise wie bei den Schraubengefässen. Sehr deutlich lässt sich dieselbe verfolgen an den Ringgefässen von *Canna* (Fig. 4), ferner *Boehmeria argentea* und *Solanum tuberosum* (etiolirte Triebe). Das zwischen je 2 Ringen liegende Parenchymzellwandstück wächst — selbst wenn die Ringe weit von einander entfernt sind — zu einer einzigen Thylle aus; daher besitzen solche Thyllen, im Gegensatz zu den in getüpfelten Gefässen vorkommenden, eine weite Basis. (Fig. 4.)

Wachsen in ein Ringgefäss von verschiedenen Seiten Thyllen hinein, so wird demgemäss die Gefässwand vielfach eingestülpt und streckenweise erscheint nach vollständiger Ausbildung der Thyllen das Gefäss durch ein parenchymatisches Gewebe ersetzt, in dem die ringförmigen Verdickungen ausgespannt sind.

Getüpfelte Gefässe. Da, wo Holzparenchym- oder Markstrahlzellen an Gefässe oder Tracheïden anstossen, besitzen diese

---

[1] Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse 1812. (Citirt nach Wittmack, l. c. S. 41.)

[2] Als ein sehr empfehlenswerthes Object für das Studium der Entwicklung von Thyllen in Schraubengefässen lernte ich nachträglich Blattstiele von *Perilla nankinensis* kennen. Hier führen die Holzparenchymzellen reichlich Anthokyan, und es ist daher begreiflich, dass in Folge dieses Umstandes die Thyllenentwicklung besonders klar beobachtet werden kann.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

bekanntlich nur einseitige Hoftüpfel, welche von Russow[1] zuerst genau und scharf charakterisirt wurden. Sie sind dadurch ausgezeichnet, dass die Hofwand nur nach einer oder vorzugsweise nach einer Seite ausgebildet wird und ihre Schliesshaut überall gleichmässig dick und nicht verholzt ist. Diese ausserordentlich feine und kleinflächige Schliesshaut wächst, sich in das Gefässlumen hineinwölbend, zur Thylle aus. (Fig. 2.) Ich nehme in Übereinstimmung mit Russow[2] an, dass die Schliesshaut nicht bloss, wie es den Anschein hat, aus der Parenchymzellwand, sondern aus dieser und der Gefässwand besteht. Es wachsen also bei Tüpfelgefässen Parenchymzell- und Gefässwand, soweit sie an dem Aufbau der Schliesshaut Antheil nehmen, zur Thylle aus und es verhält sich die letztere demnach genau so, wie die unverdickten Membranstellen der Schrauben- und Ringgefässe; denn hier besteht das zur Thylle auswachsende, homogen erscheinende Membranstück, wie man sich auf Grund von Isolirungspräparaten überzeugen kann, sicherlich aus Gefäss- und Parenchymzellwand.

Dass die Thylle lediglich durch Auswachsen der Tüpfelschliessmembran zu Stande kommt, verdient besonders hervorgehoben zu werden, da betreff dieses Punktes namentlich in Folge der bis vor Kurzem noch sehr mangelhaften Kenntnisse über den Bau des einseitigen Hoftüpfels vielfach unklare Vorstellungen verbreitet sind. So sagt Rees:[3] es bliebe noch zu erörtern übrig, ob bei der Ausbuchtung der thyllenbildenden Parenchymzellen durch den Tüpfel des letzteren dünne Schliessmembran resorbirt oder zerrissen oder gemeinschaftlich mit der wachsenden Parenchymzellmembran ausgedehnt wird.“ Ein Zerreissen der Schliessmembran hält Rees nicht für möglich, weil die Beobachtung dagegen spricht; er tritt vielmehr für die Alternative zwischen Resorption und Mitwachsen ein, ohne jedoch eine Entscheidung zu treffen.

Der oben citirte Wortlaut kann leicht auf die irrige Vermuthung führen, dass Parenchymzellwand und Schliesshaut von

[1] Zur Kenntniss des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes. Bot. Centralbl. 1883, S. 134.

[2] L. c. S. 139.

[3] L. c. S. 6.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

einander getrennt wären, und dass die Parenchymzellwand erst bei ihrer Ausbuchtung auf die Schliessmembran treffe. Dies wäre eine ganz unrichtige Vorstellung, da ja nach der obigen Auseinandersetzung die Schliesshaut zum Theil aus der Parenchymzellwand, zum Theil aus der Gefässhaut besteht und selbst zur Thylle wird.

Meine entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen über Thyllen in Tüpfelgefässen führte ich vornehmlich mit verletzten Zweigen von *Boehmeria argentea* aus, welche mir das beste Material boten; weitere vergleichende Beobachtungen stellte ich an verletzten Sprossen der Weinrebe, *Aristolochia Sipho* und *Sambucus nigra* an. Überall kommen die Thyllen durch Auswachsen der Schliesshäute zu Stande. Das Gleiche konnte Russow gelegentlich seiner bereits citirten Arbeit S. 143, für die Thyllen in den Gefässen von *Carica Papaya*, *Ficus stipulata* und der Eiche feststellen.

In Gefässen verschiedener Pflanzen treten nicht selten Gummitröpfchen auf, welche mit jungen Thyllen gestaltlich auffallend übereinstimmen und eben desshalb bei nicht genauer Prüfung leicht verwechselt werden können. Nicht selten erscheinen sie besonders an ihrer Peripherie gekörnt und machen dann den Eindruck von Protoplasmatröpfchen. Offenbar waren es dergleichen Gebilde, welche Böhm,[1] dem wir namentlich über die physiologische Seite der Thyllen sehr wichtige Beobachtungen verdanken, zur Überzeugung führten, dass die Thyllen aus ausgeschiedenen Protoplasmatröpfchen entstehen, welche sich alsbald mit einer Celluloschaut umkleiden. Für Böhm's Ansicht schienen besonders Präparate zu sprechen, die ich aus Aststumpfen und Stecklingen von *Vitis vinifera* erhielt, da hier die an den Gefässwänden allenthalben haftenden Tröpfchen ihrer körnigen Structur wegen sehr an Protoplasma erinnerten. Ihre wahre Natur offenbart sich jedoch sofort, wenn man die Schnitte sogleich in

[1] Über die Function der vegetabil. Gefässe. Bot. Zeitg. 1879, S. 229. Diese Ansicht weicht wesentlich von der ursprünglichen des genannten Autors ab, wonach die Thyllen entstehen „durch Ansammlung von Plasma zwischen den Lamellen der Gefässwandung, deren innerste Schichte zur Membran der Thyllenzelle auswächst.“ Über Function u. Genesis etc. l. c. S. 864. Vgl. darüber die bereits genannte Arbeit von Rees.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

absoluten Alkohol einbettet und erst dann Wasser allmählig hinzutreten lässt. Im Alkohol sieht man nämlich von den Tröpfchen so gut wie nichts, diese entstehen vielmehr bei Wasserzufluss durch starke Aufquellung einer gummiartigen, der Innenseite der Gefässwand aufsitzenden Substanz. Solche Tröpfchen fliessen schliesslich zusammen, erfüllen auf grössere Strecken als schleimige Masse das Gefäss, welche — so fand ich es wenigstens im Winter — beim Anschneiden der Reben in tropfen- und wurmartigen Gestalten bis zu mehreren Millimetern von selbst über die Schnittfläche hervordringt. Ich habe ziemlich viel von diesem Körper gesammelt und damit die Wiesner'sche Gummi-, beziehungsweise Gummifermentreaction (Orcin- und Salzsäure)[1] sehr deutlich erhalten.

Die angeblichen Protoplasmatröpfchen sind demnach Gummitröpfchen, die mit der Entstehung von Thyllen nichts zu thun haben.

Wenden wir uns nunmehr dem weiteren Schicksal der Thyllen zu. In den meisten Lehr- und Handbüchern,[2] sowie in verschiedenen Schriften[3] wird entgegen der Anschauung des Ungenannten[4] angegeben, dass die Thylle sich durch eine Wand von der Mutterzelle abgliedert und so zu einer Zelle wird. Demgemäss werden auch die Thyllen allgemein als Zellen definirt. Nach meinen Beobachtungen ist dies für die Mehrzahl der Fälle entschieden unrichtig. Betrachtet man ein mit Thyllen vollgepfropftes Gefäss z. B. von *Quercus* oder *Vitis* unterm Mikroskop, so gewinnt man allerdings den Eindruck, als ob man es hier mit einem Zellgewebe, also mit wirklichen Zellen zu thun habe. Allein trotz längerer Bemühung ist es mir, obwohl ich meine

---

[1] Sitzungsber. d. kais. Akademie d. Wissensch. z. Wien 1885, XCII. Bd., I. Abth., S. 11.

[2] De Bary, Vgl. Anatomie d. Vegetationsorgane. S. 178.

[3] Rees, l. c. S. 6.

Trecul, Annales d. sciences nat. 3 sér. T. VIII. p. 293.

A. Gris, Sur la moëlle des plantes ligneuses. Ebenda. 5 série. Tom. XIII. p. 38.

[4] L. c. S. 245.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Aufmerksamkeit speciell auf den angedeuteten Punkt lenkte, unter den vielen Thyllenpräparaten, die mir im Laufe der Zeit untergekommen sind, nur sehr selten gelungen, eine unzweifelhafte Abgliederung zu constatiren, und zwar in den weiten thyllenführenden Gefässen von *Cuspidaria pterocarpa* (Bignoniacee) und *Robinia*. In ersterem Falle erfolgte sogar eine zweimalige Theilung des Thyllensackes, wodurch aus der ursprünglichen Aussackung zwei Zellen entstanden. (Fig. 7.)

Auch Unger spricht sich gegen eine nachträglich eintretende Abgliederung der Thylle aus, vermag jedoch seine Ansicht, wie er selbst eingesteht, nicht zu beweisen.[1] Für endgiltig erwiesen würde er jedoch seine Meinung halten, wenn es gelänge, die thyllenbildenden Parenchymzellen von den Gefässen durch Isolirungsmittel zu trennen und an den isolirten Parenchymzellen die blasenartigen Auswüchse in unmittelbarem Zusammenhange zu erblicken. Diesbezügliche Bemühungen Unger's blieben vollständig erfolglos und sind auch bei allen, die sich mit Thyllen abgegeben, fruchtlos geblieben.

Ich habe in *Musa* ein Object gefunden, wo es bei einigermassen vorsichtiger Präparation leicht gelingt, derartige von Unger gesuchte Präparate zu gewinnen: man hat nur Stücke aus der Blattrippe von *Musa Ensete* in verdünnte Chromsäure zu legen, nach einiger Zeit herauszunehmen und auf dem Objectträger bei schwacher Vergrösserung ein mit Thyllen erfülltes Schraubengefäss aufzusuchen. Wird nun dieses mittelst Nadeln von dem benachbarten Gewebe getrennt, so schlüpfen die Thyllen leicht aus den Gefässlumen heraus und erscheinen, wenn auch vollständig ausgewachsen und todt, nunmehr in unmittelbarem Zusammenhange mit den Parenchymzellen. (Fig. 16.) Die Parenchymzelle bildet mit der oder den dazu gehörigen Thyllen ein Ganzes, beziehungsweise eine einzige Zelle. (Fig. 16.) Ähnliche Präparate erhielt ich — jedoch nicht so leicht — durch Isolirung thyllenführender Schraubengefässe von *Sambucus* und *Boehmeria*, dagegen niemals, wie leicht begreiflich, bei getüpfelten Gefässen; hier suchte ich vergebens während der Entstehung und der späteren Ausgestaltung der Thyllen eine Theilung der-

[1] L. c. S. 764—765.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

selben zu beobachten, denn dies gelang mir mit Ausnahme der schon erwähnten Fälle niemals, obwohl ich zahlreiche Pflanzen darauf untersuchte. Eine solche Individualisirung von Thyllen zu Zellen dürfte regelmässig nur in sehr breiten Gefässen vorkommen.

Die Membran der Thyllen ist von verschiedener Dicke, in der Regel jedoch verhältnissmässig dünnwandig, einer zarten Parenchymzellwand entsprechend. Sehr dünnwandige Thyllen erscheinen häufig wie zerknittert. (*Catalpa syringaefolia*, *Fraxinus Ornus*, *Ulmus*-Arten.) Es können jedoch die Thyllenwände ziemlich dick werden, ja sogar das Aussehen von typischen Steinzellen annehmen, wie dies nach meinen Beobachtungen bei *Mespilodaphne Sassafras* (Fig. 6) und nach denen Moeller's[1] im Holze von *Piratinera guianensis* Aubl. der Fall ist. (Fig. 5.) Der Quer- und Längsschliff des zuletzt genannten Holzes gewährt einen merkwürdigen Anblick: die Lumina der Gefässe sind ihrer ganzen Länge nach erfüllt von steinzellenartigen Thyllen *t*, wodurch die Gefässe ausgezeichnet verstopft werden und die Homogenität des Holzes noch bedeutend erhöht wird.

Piratinera enthält nur „Steinthyllen" in den Gefässen, während bei *Mespilodaphne* relativ dünnwandige Thyllen mit solchen von steinzellenartigem Charakter wechseln. (Fig. 6.)

Die Wand der „Steinthyllen" ist prächtig concentrisch geschichtet und von verzweigten Porencanälen, welche mit denen der benachbarten Thyllen correspondiren, durchsetzt. Auch auf die Gefässwände laufen allenthalben Canäle zu.

Das Lumen der *Piratinera*-Thyllen ist sammt den Porencanälen im Kernholz von einer rothbraunen Masse erfüllt, zuweilen führen die Thyllen einen grossen Krystall von oxalsaurem Kalk. (Fig. 5, *K*.) Die Parenchymzellwand, welche diese „Steinthyllen" erzeugt, ist keineswegs auffallend dick, mithin ein Beweis, dass die Dicke der Thyllenwand in keiner festen Beziehung zur Dicke der zugehörigen Mutterzellwand steht.

Poren kommen bei Thyllen ziemlich allgemein vor, doch habe ich dieselben vermisst bei *Musa*, *Canna* und *Maranta*.

Die Thyllenwand ist bei Holzgewächsen in der Regel mehr oder minder verholzt, bei Kräutern hingegen seltener.

---

[1] J. Moeller, Die Rohstoffe des Tischler und Drechslergewerbes. I. Th. Holz. Kassel 1883. S. 143.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wie weiter unten ausführlicher dargethan werden wird, machen die Thyllen die Gefässe für Luft und Wasser unwegsam und es war somit die Vermuthung, dieser exacte Verschluss beruhe vielleicht auf einer Verkorkung der Membranen ähnlich wie beim Periderm, einer Prüfung werth. Darauf abzielende Reactionen ergaben jedoch negative Resultate.

So lange die Thylle lebt, enthält sie Protoplasma und in demselben häufig einen Kern. Der Ungenannte[1] sah Kerne bei *Cucurbita Pepo*, *Strelitzia reginae*, *Juglans regia* und *Musa paradisiaca*. Als Objecte, wo ich Zellkerne in Thyllen häufig fand, nenne ich überdies: *Ampelopsis hederacea*, *Philodendron pertusum* (verletzte Wurzeln), *Dahlia variabilis* (verletzte Sprosse), *Sparmannia africana*, *Boehmeria polystachya* und *Vitis vinifera* (verletzte Sprosse).

Junge, noch wenig ausgewachsene Thyllen enthalten namentlich bei Dicotylen in der Regel keinen Kern, derselbe wandert erst später aus der Mutterzelle in die Thylle ein.[2] Die Einwanderung durch Beobachtung festzustellen, dürfte wohl auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen, sie lässt sich jedoch aus folgender Thatsache erschliessen. Bei den thyllenbildenden Parenchymzellen monocotyler Pflanzen finde ich nämlich an gelungenen Schnitten einen Kern, entweder nur in der Parenchymzelle oder nur in einer der dazu gehörigen Thyllen. Das Fehlen des Kernes in der Parenchymzelle, wenn eine ihrer Thyllen einen solchen besitzt, spricht wohl sehr für die Einwanderung.

In neuester Zeit hat G. Haberlandt[3] an einer grossen Reihe von Beispielen zu beweisen versucht, dass local stattfindendes Membranwachsthum und zwar sowohl Dicken- als auch Flächenwachsthum vom Kern angeregt werde. Nach Haberlandt begeben sich die Kerne dorthin, wo local vermehrtes

---

[1] L. c. S. 241.

[2] Strasburger ist jetzt gleichfalls der Ansicht, dass der Kern aus der Mutterzelle der Thylle stammt, entgegen seiner früheren Anschauung, wonach der Thyllenkern durch „freie Kernbildung" entsteht. Vgl. dessen Schrift: Über Zellbildung und Zelltheilung (2. u. 3. Auflage), Jena 1876, S. 128.

[3] Über die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei d. Pflanzen, Jena 1887, S. 71—74.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Flächen- oder Dickenwachsthum statthat. Demgemäss war es ihm auch wahrscheinlich, dass beim Auswachsen der Parenchymzellen zu Thyllen der Kern eine bestimmte Lagerung einnehmen dürfte. Als beweisend für seine Ansicht sieht der genannte Autor die Entwicklung der Thyllen in den Schraubengefässen des Blattstiels von *Monstera deliciosa* an. Hier bildet nach Haberlandt „jede einzelne Zelle bestimmt auch nur eine einzige Thylle" und da, wo der Kern liegt, entsteht die Thylle.

Ich habe zu wiederholten Malen die Entwicklung der *Monstera*-Thyllen genauer studiert, konnte jedoch die eben erwähnte Beziehung zwischen Kernlage und Thyllenanlage nicht constatiren. Vor Allem möchte ich hervorheben, dass der Kern der Parenchymzellen, auch dann wenn keine Neigung zur Thyllenbildung vorhanden ist, bei *Monstera* und einigen anderen Monocotylen für gewöhnlich der Gefässseite anliegt. Sodann finde ich, dass die Parenchymzelle auch 2, ja mitunter 3 Thyllen bildet, von denen zumeist eine einen Kern enthält. Haberlandt war einigermassen berechtigt, aus seinen Präparaten namentlich mit Rücksicht auf andere, mit Thyllen nicht in Zusammenhang stehende Beobachtungen eine Anregung der Thyllenbildung von Seite des Kerns anzunehmen, allein wenn er mehrthyllige Parenchymzellen bei *Monstera* beobachtet hätte, so würde er wohl in der Thyllenbildung dieser Pflanze keine Stütze für seine Ansicht gesehen haben, wie er ja auch in der Thyllenentstehung bei *Robinia*, wo gleichfalls eine Parenchymzelle mehrere Thyllen bilden kann, keinen Anhaltspunkt für seine Anschauung von der Kernfunction zu finden vermochte.

Zu den häufigsten Inhaltskörpern der Thyllen gehören Stärkekörner, worüber im Capitel über die Function der Thyllen Ausführlicheres mitgetheilt werden soll.

Seltener tritt oxalsaurer Kalk auf, wie z. B. bei *Sideroxylon cinereum*,[1] wo viele von den Thyllen einen Krystall führen, ferner bei *Maclura tinctoria* (nicht bei *M. aurantiaca*), *Piratinera guianensis* und *Loxopterygium Lorentzii* Grieseb., bei welch' letzteren Krystalle nur in verhältnissmässig wenigen Thyllen

[1] Molisch, Vergl. Anatomie des Holzes der Ebenaceen und ihrer Verwandten. Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1879. LXXX. Bd. S. 20 des Separatabdruckes.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

auftreten. Auch bei *Vitis*-Thyllen habe ich zweimal nadelförmige Krystalle beobachtet.

Die Gefässe des Kerns von *Morus*-Arten enthalten nicht selten eine schneeweisse, in nadelförmigen Krystallen auftretende Substanz,[1] die mitunter auch die Thyllen erfüllt.

Ich habe seinerzeit nachgewiesen, dass die Gefässe und andere Elemente zahlreicher Kernhölzer auf weite Strecken kohlensauren Kalk führen,[2] und ich kann nun hinzufügen, dass bei solchen Hölzern auch in den Thyllen das erwähnte Kalksalz abgelagert wird. (*Ulmus*-Arten.)

Todte Thyllen enthalten gewöhnlich Luft, seltener eine braune Masse, wie z. B. die Thyllen des rothen Quebrachoholzes *(Loxopterygium Lorentzii)*.

Die Entwicklung der Thyllen bietet auch mit Rücksicht auf das Wachsthum der Membran Interesse. Bei getüpfelten Gefässen wächst das kleine, als Schliesshaut eines einseitigen Hoftüpfels fungirende Membranstück zu einer oft colossalen und auf ziemlich weite Strecken schlauchartig vordringenden Thylle heran. Wollten wir hier an der Appositionstheorie festhalten, so müssten wir der Schliesshaut einen so hohen Grad von Dehnbarkeit beimessen, wie er von Niemandem für die pflanzliche Zellhaut bewiesen wurde.

Leichter verständlich wird die auffallende Oberflächenvergrösserung der Thyllenanlage durch Intussusception oder noch mehr durch Heranziehung der zum mindesten ebenso gestützten Annahme Wiesner's, dass die Zellhaut selbst Plasma (Dermatoplasma) enthält und dass dieses Wandplasma das Wachsthum der Membran vermittelt.[3]

Für das Vorhandensein von Protoplasma in der Thyllenhaut spricht meiner Meinung nach auch die merkwürdige Thatsache,

[1] Über die Löslichkeitsverhältnisse dieses bisher noch unbekannten Körpers, siehe E. Praël, Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume. Jahrbücher für w. Botanik, herausgegeben v. Pringsheim. 19. Bd., S. 52.

[2] Molisch, über die Ablagerung von CO_3Ca im Stamme dicotyler Holzgewächse. Sitzber. d. Wiener Akademie. 84. Bd. 1881. 1. Abth.

[3] Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsber. d. Wiener Akademie d. Wissenschaften. XCIII. Bd. I. Abth. 1886. S. 59 des Separatabdruckes.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dass zwei oder mehrere ursprünglich von einander getrennte Thyllen auf das Innigste verwachsen und correspondirende Poren und Porencanäle ausbilden.

Man wird vielleicht einwenden, dass hier keine eigentliche Verwachsung, sondern eine blosse Verkittung durch irgend eine klebende Substanz vorliege, allein angenommen, es wäre dem so, wie wollte man dann die gegenseitige Beeinflussung zweier Thyllen, zumal die correspondirende Ausbildung ihrer Poren erklären, wenn zwischen den Thyllen ein todter Kitt liegen soll? All' die angedeuteten Schwierigkeiten schwinden sofort, wenn man den von Wiesner in die Wissenschaft eingeführten, ungemein fruchtbaren Gedanken, dass die vegetabilische Zellhaut, zum Mindesten so lange sie wächst, Protoplasma enthält und von demselben ganz und gar durchdrungen ist, acceptirt und auf die Thyllen anwendet. Das Plasma selbst in den Thyllenhäuten nachzuweisen, ist wohl mit Hilfe unserer heutigen Mittel nicht gut möglich, dagegen gelingt es mit Hilfe von Millon's Reagens leicht, sich bei unverholzten[1] Thyllenmembranen (*Canna indica, Aristolochia Clematitis* etc.) von der Gegenwart eines wichtigen Plasmabestandtheiles nämlich der Eiweisskörper zu überzeugen.

Von grossem Interesse ist auch die Thatsache, dass Jahre alte Parenchymzellwände mit den daran grenzenden Gefässwänden zu Thyllen auswachsen können.

Bei *Rhus typhina, R. Cotinus, Morus nigra, M. alba, Catalpa syringaefolia* und *Juglans amara* bilden die Parenchymzellen ihre Thyllen zumeist im Alter von 1—3 Jahren, bei *Quercus alba* dagegen erst um das zehnte Jahr, bei *Ulmus campestris* um das zweite bis zehnte Jahr herum.

Bei den parenchymatischen Elementen des Holzes ist die Sache viel weniger auffallend als bei den Gefässwänden, da die ersteren oft eine lange Lebensdauer besitzen, im Holze von

[1] Verholzte Membranen färben sich nach Krasser (Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiss u. s. w. Sitzber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. XCIV. Bd. 1. Abth. 1886. S. 24. d. Sepabdr.) mit Millon's Reagens gleichfalls roth. Mithin darf man nur dann auf Eiweiss aus einer Rothfärbung schliessen, wenn man sich zuvor von dem Nichtverholztsein der Thyllen überzeugt hat.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Sorbus torminalis sogar 86 Jahre alt werden können.[1] Anders verhält sich jedoch die Sache bei den Gefässen. Sie enthalten ja, einmal ausgebildet, im Lumen kein Plasma und doch vermögen ihre Membranen noch zu wachsen. Unzweifelhaft geht dies aus der Thyllenentwicklung in den Schraubengefässen zahlreicher Monocotylen hervor, hier besteht ja die junge Thyllenanlage ganz bestimmt aus Parenchymzellwand und Gefässwand und diese beiden mit einander innig verwachsenen Häute wachsen zur Thyllenhaut aus.

II.

Über die Verbreitung der Thyllen.

Wenn die Fähigkeit einer Pflanze, Thyllen zu bilden, ihrer Natur ebenso eigenthümlich ist, wie ihr Blüthen- oder Blattbau,[2] dann dürfte es nicht unpassend erscheinen, einmal alle jene Gewächse zusammenzustellen, welche bis jetzt von verschiedenen Autoren als thyllenbildend erkannt wurden. Ich unterzog mich dieser Aufgabe umso lieber, als ich der Meinung bin, dass das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein von Thyllen bei der Beschreibung von Hölzern ein wichtiges, diagnostisches Merkmal abgeben kann und daher auch immer angegeben werden soll. Man erhält ferner auf Grund einer ausführlicheren Zusammenstellung erst einen annähernden Begriff über die Verbreitung der Thyllen im Pflanzenreiche, ferner darüber, welche Familien zur Thyllenbildung hineinneigen und welche nicht.

Um das Verzeichniss der Thyllenpflanzen möglichst vollständig zu machen, untersuchte ich, abgesehen von vielen lebenden Pflanzen die ganze etwa 700 Nummern zählende Holzsammlung des Wiener pflanzenphysiologischen Institutes auf Thyllen, ferner eine grosse, sehr instructive Collection von mikroskopischen Holzdauerpräparaten. Für die leihweise Überlassung dieser letzteren Sammlung bin ich meinem verehrten Collegen Herrn Dr. K. Wilhelm zu grossem Danke verpflichtet. Die Namen derjenigen Pflanzen, bei welchen ich Thyllen gesehen habe, erhalten ein „!“ beigesetzt,

[1] Schorler, Untersuchungen über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen der Hölzer. Inaug. Diss. Jena 1883, S. 28.

[2] Vgl. Böhm, Bot. Ztg. Über die Function d. veg. Gefässe, 1879. S. 229.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

die anderen den Namen desjenigen Forschers, welcher zuerst bei den betreffenden Gewächsen Thyllen festgestellt hat.

Achyranthes Verschaffelti !
Ampelopsis hederacea !
Aralia papyrifera !
„ *spinosa*, Ungenannter.
Aristolochia Clematitis !
„ *serpentaria !*
„ *Sipho !*
Artocarpus integrifolia !
Arundo Donax, Kieser.
Asarum europaeum !
Banisteria nigrescens, Karsten.
Begonia sp., Crüger.
Betula alba, Peter.
Bignonia stans !
„ *exoleta !*
Boehmeria polystachya !
„ *argentea !*
Broussonetia papyrifera !
Bryonia alba !
Canna indica !
Carica Papaya, Russow.
Carya amara !
„ *porcina !*
„ *tomentosa !*
Cassia alcuparra !
Castanea vesca !
Catalpa syringaefolia !
Celtis occidentalis !
Chilianthus arboreus, Ungen.
Coccoloba sp. !
Coleus Verschaffelti !
Corypha cerifera, Mohl.
Cucumis sativus !
Cucurbita Pepo !
Cuspidaria pterocarpa !
Dahlia variabilis !
Diospyros Ebenus !
Eleagnus angustifolia !
Euphorbia Helioscopia, Ungen.
Fagus silvatica !
Ficus australis !
„ *Carica !*
„ *indica*, Ungenannter.
„ *leucosticta*, Ungenannter.
„ *stipulata*, Russow.
Fraxinus excelsior !
„ *Ornus !*
Hedera Helix !
Hedichyum Gardnerianum !
Heliconia sp. !
Inula Helenium. Horn.
Jatropha, Ungenannter.
Juglans cinerea !
„ *nigra !*
„ *regia !*
Koelreuteria paniculata, Ungen.
Latania bourbonica !
Laurus nobilis !
„ *Sassafras !*
Leontodon Taraxacum !
Ligustrum vulgare !
Loranthus europaeus !
Loxopterygium Lorentzii !
Maclura aurantiaca !
„ *tinctoria !*
Mansoa officinalis !
Marantha setosa !
Micania speciosa !
Morus alba !
„ *cucullata*, Ungenannter.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Morus nigra !
Musa Cavendishii !
„ *Eusete* !
„ *paradisiaca* !
Ochroma Lagopus !
Olea europaea !
Ostrya vulgaris !
Passiflora mauritiana, Ungen.
„ *quadrangularis*, Stoll.
Paulownia imperialis !
Perilla nankineusis !
Pharbitis hispida, de Bary.
Philodendron pertusum !
Phyllanthus sp.
Piratinera guianensis !
Pistacia Lentiscus !
„ *atlantica*. Ungen.
Plantago media !
Platanus occidentalis !
„ *orientalis* !
Populus alba !
„ *nigra* !
„ *tremula* !
Portulaca sp. Crüger.
Pterocarya caucasica !
Quercus alba !
„ *Cerris* !
Quercus pedunculata !
„ *sessiliflora* !
Rhus Cotinus !
„ *typhina* !
Ricinus communis, Ungen.
Robinia Pseudacacia !
„ *viscosa* !
„ *umbraculifera*, Ungen.
Rubia sp., de Bary.
Salix Caprea !
Sambucus nigra !
„ *racemosa* !
Santalum album !
Schinus molle, Ungenannter.
Sideroxylon cinereum !
Solanum tuberosum !
Sparmannia africana !
Stigmatophyllum fulgens !
Strelitzia Reginae !
Thunbergia sp., Crüger.
Ulmus campestris !
„ *corylifolia* !
„ *effusa* !
„ *fulva*. Ungenannter.
„ *montana* !
„ *suberosa* !
Urtica sp. !
Vitis vinifera !

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass jetzt etwa 90, den verschiedensten Ordnungen des Gewächsreiches angehörige Gattungen bekannt sind, welche Thyllen bilden.

Den Gefässkryptogamen und Gymnospermen scheinen Thyllen nach meinen Beobachtungen gänzlich zu fehlen, desgleichen den Cyperaceen und Gramineen mit Ausnahme von *Arundo Donax*, für welche Pflanze Kieser Thyllen angibt. In anderen Gruppen der Monocotylen und bei Dicotylen sind sie dagegen weit verbreitet. Es gibt gewisse Ordnungen und Familien,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

deren Gattungen und Arten insgesammt oder nahezu insgesammt eine auffallende Tendenz zu reichlicher Thyllenbildung bekunden, wo also diese Eigenschaft der Familie eigenthümlich zu sein scheint. Hiezu gehören die Scitamineen (Marantaceen, Zingiberaceen, Musaceen), die Laurineen, Juglandaceen, Salicineen, Urticaceen, Moreen, Artocarpeen, Ulmaceen, Anacardiaceen, Vitaceen, Cucurbitaceen und Aristolochiaceen. Dann kennen wir Familien, in welchen sich nur gewisse Gattungen (z. B. *Robinia*) durch Thyllen auszeichnen, und endlich Familien, wo Thyllen ganz spärlich oder gar nicht auftreten. (Ebenaceen, Acerineen, Mimoseen und die ganze Ordnung der Rosifloren.)

III.

Die Function der Thyllen.

Im ersten Capitel wurden Bau und Entwicklung der Thyllen ausführlich erörtert; hier soll nun im Anschlusse daran untersucht werden, welche Aufgabe den Thyllen im Leben der Pflanze zufällt. Das Auftreten dieser Gebilde im alternden Holz und in der Nähe von Wunden, die merkwürdige von Böhm[1] zuerst constatirte Thatsache, dass Gefässe, die ursprünglich unzweifelhaft als Wasserbahnen fungirten, durch Thyllen für Wasser und Luft unwegsam und somit ihrer eigentlichen Function vollständig entzogen werden, drängen zur Beantwortung der berührten Frage geradezu hin.

Die in der Literatur vorhandenen Angaben über die Bedeutung der Thyllen widersprechen sich derart, dass eine erneute Untersuchung der ganzen Frage nur wünschenswerth sein kann.

Der Ungenannte[2] erblickt die Function der Thyllen in der Stärkespeicherung.

Rees[3] bestreitet diese Ansicht ganz entschieden, indem er geltend macht, dass in einjährigen krautartigen Gewächsen der Zweck einer Stärkespeicherung nicht begreiflich sei.

Die werthvollsten Beobachtungen, welche über die physiologische Leistung der Thyllen Aufschluss zu geben im Stande

[1] Über Function und Genesis der Zellen u. s. w. l. c. S. 864.

[2] L. c. S. 251.

[3] L. c. S. 10.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sind, verdanken wir Böhm.[1] Er bewies zuerst durch Versuche, dass man durch Verletzung von Zweigen bestimmter Pflanzen Thyllenbildung willkürlich hervorrufen kann. Er sagt: „Die Thyllen entstehen stets an den Stümpfen der gestutzten Zweige und an den oberen und unteren Enden der sich zu selbstständigen Pflanzen individualisirenden Stecklinge, d. h. überhaupt dort, wo abgestorbenes Holz an lebendiges grenzt und schliessen so die durchschnittenen oder durchrissenen Holzröhren nach aussen ab." Und 22 Jahre später behauptet derselbe Autor an seiner ursprünglichen Ansicht festhaltend: „Thyllenbildung und Gummiabscheidung in die Gefässe erfolgt nicht nur bei Aststumpfen, sondern ausnahmslos auch im Kernholze."[2]

Böhm's Angaben wurden auffallender Weise von Rees[3] rundweg bestritten, denn er sagt: „ganz bestimmt aber kann ich versichern, dass das Beschneiden eines Astes oder Zweiges auf die Thyllenbildung schlechterdings keinen Einfluss ausübt; .... damit fällt Böhm's teleologische Meinung über die Function der Thyllen."

Auch de Bary[4] bestreitet, offenbar durch Rees verleitet, dass Verletzungen, durch welche Gefässe geöffnet werden, Thyllenbildung anregen. Nur für *Canna* gibt er, gestützt auf Unger's Untersuchungen, eine solche Einwirkung zu.

Die Function der Thyllen bezeichnet de Bary als noch nicht aufgeklärt.

Nach Haberlandt[5] scheinen die Thyllen Verstopfungseinrichtungen vorzustellen. Er bildet sich diese Ansicht auf Grund der von Böhm mitgetheilten Thatsachen. Schliesslich muss ich noch einer Arbeit E. Praël's[6] Erwähnung thun, die nach Vollendung meiner Untersuchungen und während des Abschlusses meines Manuscriptes zur Veröffentlichung gelangte. In Übereinstimmung

---

[1] L. c. S. 864.

[2] Über die Function der vegetabilischen Gefässe. Bot. Ztg. 1879. S. 230.

[3] L. c. S. 8.

[4] Vergl. Anatomie d. Vegetationsorgane, S. 179.

[5] Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig 1884. S. 217.

[6] Vergl. Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume. Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Bot. 19. Bd. 1. Hft. 1888.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stimmung mit Boehm und, wie wir weiter unten sehen werden, mit mir, findet der genannte Autor, dass Verletzungen des Holzkörpers „beschleunigend und vermehrend" auf die Thyllenbildung wirken und Thyllen auch da hervorrufen können, wo in normalem jungem Holz keine Thyllen vorkommen.[1]

In Anbetracht dieser vielfachen Widersprüche habe ich vor Allem die Angaben Boehm's näher geprüft und bin hiebei zu ganz denselben Resultaten gelangt wie er. Ich habe zahlreiche einjährige Triebe verschiedener thyllenbildenden Pflanzen (*Sambucus nigra, Vitis vinifera, Ampelopsis hederacea, Aristolochia Sipho, Robinia Pseud-Acacia, Morus nigra, Maclura aurantiaca, Rhus typhina, R. Cotinus, Broussonetia papyrifera, Glycine* sp. *Dahlia variabilis, Boehmeria polystachya, Salix*-Arten und *Sparmannia africana*) im Freien oder im Gewächshaus beschnitten, sodann nach 4—6 Wochen untersucht und immer entweder einen grossen Theil oder alle Gefässe mit Thyllen, theilweise auch mit Gummi verstopft gefunden. Die die Schnittfläche bildenden und knapp darunter liegenden Zellen sterben gewöhnlich in Folge von Vertrocknung ab, $^1/_2$—2 *cm* und mitunter noch mehr darunter finden sich reichlich Thyllen vor, in einer gewissen je nach der Pflanzenart verschiedenen Entfernung — beiläufig $^1/_2$—1 *cm* — am reichlichsten. Von dieser Zone nimmt die Zahl der Thyllen nach oben und unten ab.

Dieselben Beobachtungen machte ich an ein- und mehrjährigen Aststumpfen, welche ich schon als solche in freier Natur vorfand. Auch hier war die Verstopfung der Gefässe durch Thyllen in auffallender Weise durchgeführt und zwar zweifellos in Folge der Verwundung, da ja in einer gewissen Entfernung von der Wundfläche bei einjährigen Trieben von Thyllen nichts oder so gut wie nichts zu finden war.

Man kann die Verlegung der Gefässe mittelst Thyllen unter Schnittwunden mitten im Winter sehr leicht verfolgen, wenn man frisch abgeschnittene Zweige passender Pflanzen, mit der einen

---

[1] L. c. S. 80. Vgl. damit auch meine vor längerer Zeit gemachte Beobachtung, derzufolge die Gefässe von *Fagus silvatica* im Wundholz (Schutzholz) und dem benachbarten Gewebe reichlich mit Thyllen versehen waren, während dieselben im normalen Gewebe fehlten. Über die Ablagerung etc. l. c. S. 17.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Schnittfläche ins Wasser oder feuchten Sand gesteckt, einige Wochen im warmen Zimmer oder im Warmhaus belässt.

Im Monate März wurden 50 frisch abgeschnittene, 30—50 *cm* lange Zweige verschiedener Rebsorten in der angegebenen Weise behandelt. Nach vier Wochen waren die Gefässe unterhalb der in die Luft ragenden Schnittfläche ganz mit Thyllen erfüllt, während der Verschluss der unteren im Wasser oder Sand befindlichen Wunde ein mehr minder unvollkommener war. Auch bei zahlreichen anderen Pflanzen habe ich mich überzeugt, dass die Thyllenbildung im oberen Theile des Zweiges eine entschiedene Begünstigung erfährt gegenüber dem unteren Theil. Ob dieselbe auf den leichten Luftzutritt in die obere Schnittfläche zurückzuführen ist, wage ich nicht zu entscheiden.

Der Einfluss der Verwundung kann sich auf ziemlich weite Strecken geltend machen. Untersucht man einen einjährigen, etwa 50 *cm* langen *Vitis*-Spross, der, wie sich durch vergleichende Beobachtung angrenzender Stücke oder gleichalteriger Sprosse feststellen liess, ursprünglich thyllenfrei oder fast thyllenfrei war und der vier Wochen in der angegebenen Weise im Wasser cultivirt wurde, so findet man längs der ganzen Ausdehnung des Sprosses Thyllen, allerdings in verschiedener Menge, oben und unten viel, in der Mitte relativ sehr wenig. Analog verhielten sich *Ampelopsis*-Sprosse, doch scheint der Wundeinfluss hier kräftiger zu wirken, da in der Mitte von etwa 30 *cm* langen Zweigen Thyllen verhältnissmässig recht häufig vorkommen.

Nach dem Gesagten kann wohl an der Richtigkeit der zuerst von Böhm ausgesprochenen Ansicht, der zu Folge Thyllenbildung durch Verletzung des Holzkörpers hervorgerufen werden kann, nicht mehr gezweifelt werden. Ich wenigstens habe mir diese Überzeugung an hunderten von Zweigen verschafft.

Die Gefässe der Wundfläche werden durch die Verstopfung auf eine gewisse Strecke hin ihrer natürlichen Function entzogen. Daher bluten denn auch Rebzweige aus alten Schnittflächen nicht mehr, erlangen jedoch diese Fähigkeit sofort, wenn man ein längeres Stück des Aststumpfes abschneidet.[1]

[1] Boehm, Über Function und Genesis u. s. w. S. 851.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Verlegung der Gefässe durch Thyllen ist nach Boehm[1] eine so ausgezeichnete, dass sich dieselben selbst bei einem Überdruck von 1—3 Atmosphären für Wasser und Luft unwegsam erweisen. Für dergleichen Versuche fand ich einjährige *Vitis*-Zweige, die ich Ende Februar im thyllenfreien Zustand abschnitt, sehr geeignet. Durch solche Sprosse kann man, selbst wenn sie 20—40 *cm* lang sind, mit Leichtigkeit Luft durchblasen. Zuerst entströmt den Gefässen Flüssigkeit, gleich darauf aber bei weiterem Blasen (aus der unter Wasser gehaltenen Schnittfläche) ein Strom von Gasblasen. Cultivirt man derlei Zweige 2—4 Wochen im Wasser oder Sand weiter, so misslingt der eben geschilderte Versuch selbst bei einem Atmosphärendruck vollständig, trägt man dann die von Thyllen ganz verstopften Zweigenden mit dem Messer ab, so kann man wieder Luft durchblasen.

In all den genannten Fällen kommt den Thyllen die Function der Verstopfung zu. Durch sie wird den Atmosphärilien und dem Staub der Weg zu dem gesunden Gewebe versperrt und so der verwundete Zweig vor dem Verderben geschützt.

Würde die Verstopfung geöffneter Gefässe unterbleiben, dann käme es selbstverständlich auch nicht mehr zu einer Wiederherstellung des negativen Druckes in den Gefässen und somit auch nicht mehr zu einer genügenden Saftzuleitung. Der Zweig würde unter solchen Umständen bis tief herab vertrocknen. Die Entstehung von Thyllen in geöffneten Gefässen bietet uns noch insoferne Interesse, als sie schlagend das Irrige der weit verbreiteten Meinung beweist, dass unter normalen Verhältnissen die Thyllenbildung durch den negativen Druck der Gefässluft angeregt wird. Man stellt sich nämlich vor, dass die Parenchymzellwände in Folge der geringen, im Gefässrohr herrschenden Lufttension in dasselbe hineingepresst und dadurch zum Auswachsen angeregt werden. Nun zeigen aber gerade verletzte Gefässe, deren Luft dieselbe Spannung besitzt wie die äussere, hochgradige Neigung zur Thyllenbildung, es kann somit die eben berührte Ansicht nicht richtig sein.

Auch im Kernholz oder im alternden Splint, wo Thyllen normal ohne vorhergehende Verletzung entstehen, wirken sie,

[1] Über Function und Genesis, S. 852.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wie man sich experimentell überzeugen kann, luft- und saftabschliessend.

Um das Kernholz vom Stoffwechsel auszuschliessen und das ausser Function gesetzte Holz vor Fäulniss zu bewahren, wird ein möglichst dichter Verschluss geschaffen.[1] Ein solcher kann durch Thyllen oder durch Gummi oder durch Thyllen und Gummi oder durch Harz erzielt werden. Das jeweilige Verschlussmittel ist für jede Pflanzenart constant und charakteristisch.[2] Die Rosifloren, Ebenaceen und Mimoseen neigen zum Gummiverschluss, die Laurineen, Urticaceen, Moreen, Artocarpeen, Ulmaceen, Anacardiaceen, Vitaceen und Aristolochiaceen dagegen zum Thyllenverschluss. Damit soll aber nicht gesagt sein, dass in den letzteren Familien nicht auch nebenbei Gummiverstopfung oder bei den Rosifloren u. s. w. nicht auch im untergeordneten Grade Thyllenbildung eintreten kann.

Sehr nah verwandte Pflanzen verschliessen ihre Gefässe oft ganz verschieden. So werden bei *Robinia Pseudacacia* die Gefässe vorzugsweise mit Thyllen verstopft, bei *Amorpha* aber mit Gummi.

Die Thyllen erscheinen zuerst in den Gefässen des ersten Jahresringes, von wo ihre Bildung centrifugal weiter vorschreitet.[3] In der Regel bleibt eine grössere Anzahl von Jahresringen thyllenfrei.

Eine interessante Ausnahme in dieser Richtung bildet nach Böhm *Robinia Pseudacacia*, denn hier sind alle Jahresringe, abgesehen vom letzten mit Thyllen verlegt, so dass der Transpirationsstrom sich nur im letzten Jahresring hinaufbewegen

---

[1] Im gleichen Sinne äussert sich Frank, indem er die Bildung von Wundgummi und Thyllen als eine Schutzeinrichtung auffasst, dazu bestimmt, den Abschluss des lebenden Holzes gegen die Aussenluft herbeizuführen. Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft. II. Bd. 1884. S. 330. Über die Gummibildung im Holze und deren physiologische Bedeutung.

[2] Böhm, Bot. Ztg. 1879. S. 229. Nach Temme und Praël stimmt auch das Schutzholz mit dem Kernholz bezüglich des Verschlusses und auch sonst überein.

[3] Die mehrfach, unter Anderem auch vom Ungenannten gemachte Angabe, dass *Vitis* nur im ersten Jahresring Thyllen bildet, kann ich nicht bestätigen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

kann.[1] Genau so wie *Robinia* verhält sich nach meinen Beobachtungen *Rhus thyphina*, *Maclura aurantiaca* und *Broussonetia papyrifera*.

Nur 1—2 Ringe fand ich thyllenfrei bei *Morus nigra*, *M. alba* und einigen *Ulmus*-Arten.

Nach den obigen Erörterungen fungiren die Thyllen in erster Linie als Verstopfungseinrichtungen. Damit ist aber meiner Meinung nach die Bedeutung, welche den Thyllen zukommen kann, noch nicht erschöpft. Es dienen nämlich die Thyllen, so lange sie leben, bei vielen Gewächsen als stärkespeichernde Organe gleich den parenchymatischen Elementen des Holzes, von welchen sie ja gewöhnlich nur Theile, d. h. Aussackungen vorstellen. Wenn dem Holzparenchym und den Markstrahlen heute widerspruchslos eine derartige physiologische Leistung zugesprochen wird, so erscheint es geradezu unbegreiflich, warum man den Thyllen, die mit der dazu gehörigen Parenchymzelle ja zumeist ein Ganzes bilden, diese Function absprechen will.[2]

Thatsächlich findet man bei einer nicht geringen Anzahl von Pflanzen in den Thyllen Stärke, bei vielen in derselben Menge, wie in den dazu gehörigen Parenchymzellen. Ich konnte bei

[1] Im Frühlinge findet man bei allen Bäumen sogar im letzten Jahresringe viele Gefässe mit Thyllen verstopft. Die ausserordentliche Neigung der *Robinia* (auch der Weide und Pappel) zur Thyllenbildung, sowie der Umstand, dass der grösste Theil des Holzes für Luft und Saft in Folge der Thyllen unwegsam ist, scheinen mir vielleicht in erster Linie die grosse Resistenz dieses Baumes gegen Verwundungen zu bedingen. Bekanntlich können der *Robinia* alle starken Äste, ja selbst die ganze Krone genommen werden, ohne erheblichen Schaden zu erleiden.

[2] Nach Rees (l. c. S. 10) dürfen die Thyllen desshalb nicht als Stärkespeicher aufgefasst werden, weil auch zahlreiche einjährige Gewächse Thyllen besitzen und eine Stärkeanhäufung hier nicht gut verständlich wäre. Ich kann in diesem Punkte dem genannten Autor leider nicht beipflichten. Die Function der Thyllen ist ja keine einheitliche, sie können in einem Falle wundverschliessend, in einem zweiten verstopfend und gleichzeitig stärkespeichernd wirken. Wenn den Thyllen die letztere Function bei krautigen annuellen Pflanzen nicht zufällt, so werden wir ihnen desshalb die Möglichkeit einer solchen Leistung bei Holzgewächsen noch nicht absprechen, gerade sowie wegen des Auftretens von Holzparenchym in einjährigen Gewächsen nicht leicht jemand behaupten wird, dasselbe fungire im Holze der Bäume nicht als Stärkereservoir.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

folgenden Pflanzen Stärke in den Thyllen constatiren: *Aristolochia Clematitis*, *A. Serpentaria*, *A. Sipho*, *Asarum europaeum*, *Robinia Pseudacacia*, *Maclura aurantiaca*, *Vitis vinifera*, *Ampelopsis hederacea*, *Morus nigra*, *Cuspidaria pterocarpa* (Fig. 7, *st*), *Laurus nobilis*, *L. aggregatus*, *Ochroma Lagopus*, *Sparmannia africana*, *Ficus australis* und *Ulmus montana*.

Bei den zwei zuerst genannten Aristolochiaceen finden sich Stärkekörner in den Thyllen der Rhizome, namentlich im Winter so reichlich vor, dass die Gefässe auf kurze Strecken wie vollgepfropft erscheinen. Sind die Thyllen schlauchartig ausgebildet und legt sich der Thyllenschlauch innig an die Gefässwand an, vgl. Fig. 12, so kann man die Thyllen leicht übersehen, und ist natürlich doppelt erstaunt, die Gefässe voll von Stärke zu finden. A. Fischer hat vor kurzem über das Auftreten von Stärke in den Gefässen bei *Plantago*-Blättern berichtet und in zwei Aufsätzen[1] die Meinung vertreten, die Stärke trete hier nicht in Thyllen auf, sondern im Protoplasma der Gefässe. Gegen diese, auf den ersten Blick wenig berechtigte Ansicht, hat sich J. Schrenk[2] gewendet; derselbe weist auf das Vorkommen von Stärke in Thyllen bei *Aristolochia serpentaria* hin und vermuthet, dass Fischer bei *Plantago* die Thyllen übersehen haben dürfte. Ich habe mich jedoch davon überzeugt, dass die Stärkekörner, wenn solche in *Plantago*-Gefässen auftreten, nicht an Thyllen gebunden sind. Möglicherweise stellen diese Körner noch einen Stärkerest aus den ursprünglichen Gefässzellen dar.

IV.

Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze.

Das Auftreten von Gummi in Aststümpfen und im Kernholz der Holzgewächse ist eine ganz gewöhnliche Erscheinung. Sie wurde zuerst von Böhm[3] erkannt, später von Gaunersdorfer,[4]

[1] Über ein abnormes Vorkommen von Stärkekörnern in Gefässen, Bot. Ztg. 1885. S. 89. Ferner: Neue Beobachtungen über Stärke in Gefässen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. Bd. IV. 1886. S. XCVII.

[2] Über die Entstehung von Stärke in Gefässen. Bot. Ztg. 1887. S. 152.

[3] Bot. Ztg. 1879, S. 229.

[4] Beiträge z. Kenntniss der Eigenschaften u. d. Entstehung des Kernholzes. Sitzber. d. kais. Akad. d. Wissensch. z. Wien. LXXXIV. Bd. 1882, I. Abth.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

besonders aber von Frank[1] und seinen Schülern Temme[2] und Praël[3] weiter verfolgt. Die Untersuchungen der genannten Forscher ergaben:

1. Dass im Schutz- und Kernholz der Laubhölzer häufig eine gummiartige Substanz auftritt, welche die Gefässe mehr minder unwegsam macht;

2. dass im Schutzholz dieselben Veränderungen vor sich gehen wie im Kern und

3. dass das Gummi nicht der Gefässwand, sondern den Inhaltsstoffen der benachbarten Zellen seine Entstehung verdankt.[4]

All' die von den oben genannten Forschern herrührenden Untersuchungen bezogen sich ausschliesslich auf Holzgewächse Meine im Nachfolgenden mitgetheilten Beobachtungen ergaben nun, dass die Verstopfung der Gefässe und anderer Holzelemente nach vorhergehender Verletzung auch bei krautartigen Gewächsen häufig vorkommt.

Bevor ich jedoch darauf näher eingehe, mögen zuerst hier ein paar Bemerkungen über die gefässausfüllende, gummiartige Substanz ihren Platz finden.

Ich habe seinerzeit gezeigt, dass das Ebenholzgummi kurz nach seiner Entstehung mit Phloroglucin und Salzsäure sich nicht selten roth färbt.[5] Später hat v. Höhnel[6] dasselbe für den Schleim von *Terminalia Bellerica* dargethan, und später haben Temme und Andere das allgemeine Zutreffen der Reaction bei der in den Gefässen so häufig auftretenden Substanz erkannt.

[1] L. c.

[2] Über Schutz- und Kernholz, seine Bildung und seine physiologische Bedeutung. Landwirthschaftl. Jahrbücher. herausgegeben von Thiel XIV. Bd. 1885. S. 465.

[3] L. c.

[4] Diese zuerst von Prillieux (Étude sur la formation de la gomme dans les arbres fruitiers, Annales des sciences natur. 6 sér. T. 1, p. 176) aufgestellte und vertheidigte Ansicht dringt immer mehr und mehr durch. Ich selbst habe meine früher geäusserte Anschauung, dass das Ebenaceengummi in den Gefässen aus deren Wand entstehe, auf Grund späterer Untersuchungen längst aufgegeben. Vergl. Anatomie des Holzes der Ebenacea etc. l. c. S. 14.

[5] Vergl. Anatomie, l. c. S. 15.

[6] Bot. Ztg. 1882. S. 180.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Gelegentlich meiner jetzigen Untersuchungen konnte ich nun weiter constatiren, dass diese Substanz sich nicht nur dem Wiesner'schen Reagens, sondern den Holzstoffreagentien überhaupt gegenüber sich genau wie Lignin verhält.

Es wird nämlich das Wund- und Kernholzgummi:
Mit Phloroglucin + HCl rothviolett;
mit Anilinsulfat intensiv gelb;
mit Metadiamidabenzol[1] intensiv gelb;
mit Orcin + HCl blauviolett;[2]
mit Thymol + HCl + chlorsaurem Kali schwach grünblau.[3]

Da demnach das Gummi genau so reagirt wie die verholzte Zellwand oder genauer gesagt wie das Lignin, so erscheint wohl die Annahme naheliegend, dass diese Farbenreactionen nicht dem Gummi eigenthümlich sind, sondern jenen Stoffen, welche in dem als Lignin bezeichneten Stoffgemenge die sogenannte Ligninreaction bedingen und in das Gummi einfach übergetreten sind. Nach den Untersuchungen von Singer[4] ist das Vanillin ein constanter Begleiter des Lignins und der Urheber der Phloroglucin-Salzsäurereaction und wir hätten demnach Vanillin auch in unserem Gummi anzunehmen. Dass die erwähnte Phloroglucin-Salzsäurereaction keine dem Gummi eigenartige und durch das Gummi als solches hervorgerufen wird, geht wohl auch daraus hervor, dass die aus dem Stamme hervorgequollenen echten Gummiarten, wie arabisches Gummi, Traganth und Kirschgummi die Phloroglucin-Salzsäureprobe (in der Kälte) nicht geben, ja, dass selbst in den Gefässen auftretende Gummischleime — als Beispiel nenne ich *Vitis vinifera* — sich dem erwähnten Reagens gegenüber negativ verhalten.

---

[1] Hans Molisch, Ein neues Holzstoffreagens. Sitzber. d. k. k. zool. botan. Gesellschaft in Wien, Bd. XXXVII. 1887.

[2] Wiesner J., Note über das Verhalten des Phloroglucins und einiger verwandter Körper zur verholzten Zellmembran. Sitzber. d. kais. Akad. d. Wissenschaften z. Wien. LXXVII. Band, I. Abth. 1878.

[3] Hans Molisch, Ein neues Coniferenreagens. Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft, IV. Band, S. 301, 1886.

[4] Beiträge z. näheren Kenntniss der Holzsubstanz. Sitzber. d. kais. Akad. d. Wissenschaften zu Wien, LXXXV. Band I. Abth. 1882.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Mit der Zeit ändern sich die dem Gummi beigemengten Körper, ja das Gummi selbst erhält oft später ganz andere Eigenschaften. So ist das Gummi des Ebenholzes — um nur ein Beispiel zu nennen — kurz nach seiner Entstehung weissgelblich und im hohen Grade quellungsfähig, später im Kern aber braunschwarz und der Aufquellung im Wasser nicht mehr mächtig.

Man hat sich, schon um einen bequemen Ausdruck zu haben, nach und nach daran gewöhnt, die in den Gefässen der Laubhölzer auftretenden braunen Substanzen als Gummi zu bezeichnen. Streng genommen, geht man eigentlich hierin zu weit, weil das Gummi der Gefässe im Gegensatz zu den gut studirten Gummiarten sich im Wasser weder löst noch aufquillt. Da es aber nach dem Stande unserer heutigen Erfahrungen in allen anderen Eigenschaften mit den echten Gummiarten übereinstimmt, so erscheint es vorläufig einigermassen berechtigt und passend, die besagte Substanz als eine besondere, dem Wasser gegenüber vollständig indifferente Gummiart anzusprechen. Die sonst so verlässliche Wiesner'sche Gummifermentreaction (l. c.) konnte hier nicht zu Rathe gezogen werden, da das Gummi in Folge seines Ligningehaltes schon in der Kälte mit Orcin und Salzsäure blauviolett wurde.

Ich kehre nun wieder zur Verstopfung der Gefässe mit Gummi bei krautartigen Pflanzen zurück. Ungemein lehrreich erwies sich in dieser und noch in anderer Beziehung die Untersuchung verletzter Stengel von *Saccharum officinarum*. Wurde der Stengel einer im Gewächshause gezogenen Pflanze quer abgeschnitten, so bildete sich in der Region der Wunde nach etwa fünf Tagen ein auffallend rother, den Membranen angehöriger Farbstoff; etwa vier Wochen nach der Verletzung waren die meisten Gefässe auf weitere Strecken vollständig mit Gummi verlegt, welches sich mit Phloroglucin + HCl deutlich roth färbte. Nicht nur die Gefässe, auch Siebröhren und Bastparenchym waren verstopft. Noch eine andere, meines Wissens bisher nicht beobachtete Thatsache liess sich feststellen: das unterhalb der Wunde liegende Parenchym nimmt nämlich in Folge der Verletzung nach und nach ein collenchymatisches Aussehen an. (Fig. 8 und 9.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Im normalen unverwundeten Parenchym sieht man davon nichts, hier bilden die Zellen zwischen sich luftführende, auf dem Querschnitte dreieckig erscheinende Intercellularen. (Fig. 8.) Nach der Verwundung secerniren die Zellen in die letzteren Gummi und erhalten, die Intercellularen allmählig ganz verstopfend, das Ansehen von Collenchymzellen. (Fig. 9.) Die gewöhnlich an den Kanten von Collenchymelementen auftretenden Verdickungsmassen werden hier durch Gummi repräsentirt.

Auffallenderweise zeigen die Wände der Parenchymzellen nach der Verwundung gleich dem Gummi sehr deutliche Holzstoffreaction. Das Eintreten einer derartigen chemischen Veränderung in der früher unverholzten Zellhaut in Folge von Verwundung ist überhaupt eine häufig und leicht zu constatirende Thatsache, selbst bei Geweben, die für gewöhnlich gar keine Neigung zur Verholzung zeigen, wie z. B. bei Collenchym.

Ähnlich wie verletzte Stengel vom Zuckerrohr verhalten sich Blattstielstümpfe von *Latania bourbonica*.

Im Frühjahre schnitt ich drei Blätter dieser Pflanze in der Nähe der Basis des Blattstieles ab und untersuchte die Stümpfe nach etwa drei bis sechs Wochen. Die oberste Schichte war braun und abgestorben. Darunter im lebenden Gewebe war die Mehrzahl der Gefässe verstopft und zwar die weiten Gefässe mit Thyllen, die engen mit Gummi. Auch die kleinen, im Parenchym liegenden Intercellularen waren hier mit Gummi verlegt, wodurch die Zellen gleich denen des Zuckerrohres ein collenchymatisches Aussehen erhielten. Von all' den Verstopfungseinrichtungen ist im normalen Blattstiel nichts zu sehen.

Bei verletzten *Canna*-Stengeln treten in die Intercellularen kleine Gummitröpfchen, die jedoch nur zu einer theilweisen und höchst unvollkommenen Verstopfung führen. Diese sitzen entweder mit breiter oder mit stielartiger Basis auf. (Fig. 15.) Die Gefässe werden theils mit Gummi, theils mit Thyllen verlegt.

Abgesehen von den genannten krautigen Gewächsen konnte ich noch bei folgenden eine durch Verwundung hervorgerufene Gummibildung in den Gefässen der Stengel und Blattstiele feststellen: *Phaseolus multiflorus* (Hypocotyl), *Helianthus annuus* (Hypocotyl), *Cineraria cruenta*, *Primula sinensis*, *Fittonia argyro-*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

neura, *Ruellia ochroleuca*, *Artemisia* sp., *Sanseviera* sp. und *Philodendron pertusum*. Hand in Hand mit diesem Gummiverschluss geht auch die Bildung eines Korkmantels auf der Wundfläche vor sich, nicht selten diese sogar allein (Coleus).

Einer eigenartigen Verschliessung der Gefässe muss hier Erwähnung geschehen, die ich in verletzten und in Heilung begriffenen Wurzeln von *Musa Ensete* und *Philodendron pertusum* vorfand. Die Gefässe des Centralstranges können daselbst auf dreierlei Weise verschlossen werden, erstens durch Gummi, zweitens durch Thyllen und endlich drittens dadurch, dass die an das Gefäss angrenzenden Parenchymzellen sich quer streeken und derart auf die Gefässe drücken, dass dieselben vollständig collabiren und zum Verschluss gebracht werden, ähnlich wie ein Kautschukschlauch, der von einem Quetschhahn umfasst wird. (Fig. 10 und 11.) Das Gefäss kann von einer oder von zwei entgegengesetzten Seiten eingedrückt werden, es können darin überdies Gummi und Thyllen gebildet werden, so dass die Güte des Verschlusses wohl nichts zu wünschen übrig lässt. Nicht selten theilen sich die quergestreekten Nachbarzellen der Gefässe und bilden so ein zierliches, die Gefässe von der Umgebung erst recht abschliessendes Wundparenchym.

Hervorzuheben ist weiter, dass grosse Intercellularen nicht selten in Folge von Verletzung durch Zellen theilweise oder ganz verschlossen werden. Die die Luftgänge begrenzenden Parenchymzellen wachsen ganz so wie Thyllen blasenartig in den Luftraum hinein, theilen sich häufig ein- oder mehrmals, so dass nicht selten selbst grosse Intercellularen hiedurch zum Verschwinden gebracht werden.

Ich beobachtete derartige theilweise oder vollkommene Verschliessung an den grossen Luftgängen der Wurzelrinde von *Musa Ensete*. Ein ausgezeichnetes Object in dieser Beziehung stellen ferner Zweigstümpfe verschiedener *Selaginella*-Arten dar. Bekanntlich liegt hier zwischen der Gefässbündelscheide und dem dichten Parenchym ein grosser weiter Luftgang, welcher zum Theile von einem lockeren chlorophyllhältigen Parenchym durchsetzt wird. In verletzten Stengeln existirt in der Wundregion der besagte Intercellularraum nicht mehr, an dessen Stelle ist einige Zeit nach Anfertigung der Schnittwunde ein dichtes

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

chlorophyllführendes Parenchym getreten, welches aus den vorhin erwähnten, in losen Zügen ausgespannten Parenchymbrücken hervorging. Auch die die Schleimgänge umgrenzenden Parenchymzellen in den Blattstielen von *Anthurium* sp. (*crassinervum*?) wachsen mitunter nach eingetretener Verletzung, die Schleimmasse vor sich herdrängend, nach Art der Thyllen aus, ohne jedoch den Gang vollkommen zu verschliessen.

In dieselbe Gruppe von Wundheilungen gehören zweifellos auch die von Mellink[1] an verwundeten Blattstielen von *Nymphaea alba* gemachten Beobachtungen. Die hier vorhandenen natürlichen, wahrscheinlich durch Thiere erzeugten Wunden veranlassen in ihrer Umgebung ein Auswachsen der Parenchymzellen in die grossen Intercellularen hinein. Der genannte Autor vergleicht mit Recht derartige Neubildungen mit Thyllen; denn im Grunde genommen, besteht ja nur ein äusserlicher Unterschied zwischen beiden, der nämlich, dass die Thyllen stets an Gefässe gebunden sind, während die erwähnten thyllenähnlichen Gebilde nur in Intercellularen vorkommen.

Bei den meisten Verletzungen lässt sich leicht beobachten, dass der Einfluss derselben sich nicht nur in unmittelbarer Nähe, sondern sogar auf gewisse, mitunter nicht unbeträchtliche Entfernungen hin geltend macht. So kommt der seinem Wesen nach freilich ganz räthselhafte „Wundreiz" bei *Selaginella* 2 bis 4 *mm*, bei *Musa* 1 *cm* und bei *Nymphaea* (Mellink) sogar 2 *cm* von der Wundstelle noch zum Ausdruck. Mit Rücksicht auf die von Tangl[2] entdeckte Continuität des Protoplasma benachbarter Zellen hat die Fernwirkung der Wunde auf weiter entfernt liegende Zellen nichts Auffallendes mehr.

Anmerkung. Ein derartiger Wundeinfluss dürfte wohl auch bei der Thyllenbildung in verletzten Zweigen eine Rolle spielen.

Böhm hält die Erfüllung der Gefässe mit Luft von gewöhnlicher Tension für die nächste Ursache der Thyllenbildung. Diese Ansicht hat viel für sich, da sie sowohl das Entstehen der Thyllen im Kern- wie im Schutzholz befriedigend erklärt. In den Gefässen beider Holzarten herrscht ja bekanntlich gewöhnlicher Luftdruck. Dagegen gibt es einige Thatsachen, die durch die einfache Wiederherstellung der

[1] Zur Thyllenfrage, Bot. Ztg. 1886, S. 745.

[2] Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XII, S. 170.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gewöhnlichen Lufttension in den Gefässen wohl nicht erklärt werden. In einem verletzten Zweig bilden sich Thyllen etwa $^1/_4$—1 *cm* unterhalb der Wunde sehr häufig, etwas weiter unten schon bedeutend seltener, um schliesslich, oft 2 bis 3 *cm* tiefer gar nicht mehr zu erscheinen. Wenn die Aufhebung des negativen Luftdruckes in den Gefässen die einzige Ursache der Thyllenbildung wäre, dann müsste dieselbe mit Rücksicht auf die bekannte Thatsache, dass die Gefässe zumeist auf viel weitere Strecken, oft meterweit in offener Continuität stehen, sich auch auf viel tiefere Entfernungen geltend machen. Dies ist aber, wie wir gesehen haben, gewöhnlich nicht der Fall.

Zudem wachsen ja Parenchymzellen in der Nähe von Wunden nach Art der Thyllen in Intercellularen hinein, also in Räume, wo von einer Aufhebung eines negativen Druckes nicht die Rede sein konnte, zumal wenn, wie im oben beschriebenen Falle, der Raum gar nicht mit Luft sondern mit Schleim gefüllt ist.

Ich möchte daher annehmen, dass die Thyllenbildung nicht nur durch die Erfüllung der Gefässe mit Luft von gewöhnlicher Spannung sondern speciell bei Verletzungen auch noch durch einen besonderen Wundreiz angeregt wird, der auf das in der Nähe der Wunde befindliche Plasma wirkt und von demselben auf entferntere Regionen von Zelle zu Zelle übertragen wird. Wenn wir uns auch vorläufig über die Natur eines solchen Wundreizes noch keine plausible Vorstellung machen können, so wird uns doch wenigstens einigermassen begreiflich, warum die Thyllen in der Nähe der Wunde so häufig, entfernter davon aber immer seltener entstehen.

Schliesslich sei hier noch der eigenartigen Verstopfung des Spaltöffnungsapparates bei *Tradescantia guianensis* gedacht. Haberlandt[1] hat vor kurzem zuerst die Aufmerksamkeit darauf gelenkt und das Wesentliche darüber mitgetheilt. Ich selbst kenne die Erscheinung bereits seit vier Jahren und will nun als Ergänzung zu Haberlandt's Mittheilung aus meinen seinerzeit darüber gemachten Notizen das Folgende darüber berichten.

Untersucht man Querschnitte älterer Blätter, so findet man auffallenderweise sehr viele Athemhöhlen der Spaltöffnungen theilweise oder ganz verstopft, gleichgiltig, ob die Blätter vordem im feuchten Warmhaus oder im trockenen Zimmer cultivirt wurden.

Nach Haberlandt erfolgt die Verstopfung gewöhnlich durch blasenförmige, ganz an Thyllen erinnernde Ausstülpungen der

[1] Function und Lage u. s. w. l. c. S. 74 bis 75.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates, welche einander berühren und gegenseitig sich abplattend, den Ausgang des Hinterhofes, die Opistialöffnung, vollständig abschliessen. Viel häufiger erfolgt die Verstopfung des Athemraumes nach meinen Beobachtungen von den angrenzenden Mesophyllzellen aus, wie ihnen denn überhaupt an der Ausfüllung der Athemhöhle in der Regel der Hauptantheil zufällt. Ein oder zwei, seltener mehr Mesophyllzellen wachsen, sich thyllenartig vorwölbend, in den Athemraum hinein, theilen sich und bilden schliesslich einen die Athemhöhle vollständig ausfüllenden, aus etwa zwei bis vier Zellen bestehenden Gewebecomplex (Fig. 13 und 14). Die Theilungswände der Mesophyllzellen liegen in verschiedenen Richtungen, doch zumeist parallel zur Oberfläche des Blattes. Die Zellen enthalten Chlorophyll *chl*, deutliche Zellkerne *n* und manchmal Kryställchen von Kalkoxalat *kx*. Schon in den jungen, eben aufgerollten Blättern findet man verstopfte Spaltöffnungen; bei alten Blättern ist bereits die Mehrzahl der Stomata in der angegebenen Weise verlegt, hier kommt oft auf 10 bis 15 verstopfte Spaltöffnungen etwa eine normale.

Derartige von thyllenartigen Zellen erfüllte Spaltöffnungsapparate können selbstverständlich dem Gasaustausch gar nicht oder nur unvollkommen dienen, ähnlich sowie die Spaltöffnungen der Coniferen, die nach den Untersuchungen von K. Wilhelm[1] in Folge von Wachsverschluss ihrer natürlichen Aufgabe ebenfalls nicht mehr entsprechen können.

Bei anderen *Tradescantia*-Arten tritt eine Verstopfung nur ganz vereinzelt auf *(Tr. zebrina, Tr. pilosa)*, desgleichen bei *Begonia gunnerifolia*.

Schliesslich seien die wichtigeren Resultate der vorhergehenden Untersuchung in folgende Sätze kurz zusammengefasst.

1. Thyllen können in Schrauben-, Ring- und Tüpfelgefässen auftreten. Bei den beiden ersteren ist die ausserordentlich dünne Gefässwand mit der benachbarten Parenchymzellwand aufs Innigste zu einer homogen erscheinenden Membran verschmolzen.

---

[1] Über eine Eigenthümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen. Berichte d. deutsch. bot. Ges. Bd. I, S. 325. 1883.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Diese wächst zur Thylle aus. Bei Tüpfelgefässen stellt die Schliesshaut einseitiger Hoftüpfel die Thyllenanlage dar. Durch Auswachsen der Schliesshaut kommt die Thylle zu Stande.

2. Das Wachsthum der jungen Thyllenhaut ist höchst wahrscheinlich ein actives. Die colossale Oberflächenvergrösserung, welche die kleinflächige Schliesshaut beim Auswachsen zur Thylle erleidet, und die gegenseitige Beeinflussung zweier mit einander verwachsender Thyllen, die sich in der Correspondenz der Porencanäle so deutlich offenbart, sprechen sehr zu Gunsten der Anschauung von Wiesner, derzufolge die wachsende Zellhaut von Plasma durchdrungen ist und unter Vermittlung desselben wächst.

Nicht selten bilden Holzparenchymzellen erst im 10. bis 15. Jahre Thyllen — ein Beweis für die lange Lebensdauer dieser Zellen und die lang andauernde Wachsthumsfähigkeit ihrer Membranen. —

3. Die Thylle gliedert sich, abgesehen von solchen in sehr weiten Gefässen, gewöhnlich nicht von der Parenchymzelle durch eine Querwand ab; es ist mithin nicht ganz richtig, die Thyllen, wie dies gewöhnlich geschieht, als Zellen zu definiren, zumeist sind sie gar keine Zellen sondern nur Aussackungen, also Theile derselben.

Bei *Piratinera guianensis* und *Mespilodaphne Sassafras* nehmen die Thyllen das Aussehen von Steinzellen an.

5. Die Zahl der thyllenbildenden Genera beläuft sich nach dem Stande der vorliegenden Beobachtungen auf etwa 90. Zu den Familien, welche eine besonders starke Neigung zur Thyllenbildung besitzen, gehören: Marantaceen, Musaceen, Juglandeen, Urticaceen, Moreen, Artocarpeen, Ulmaceen, Anacardiaceen, Vitaceen, Cucurbitaceen und Aristolochiaceen.

6. Die zuerst von Böhm aufgestellte und später von Anderen bekämpfte Behauptung, dass die Thyllenbildung durch Verletzung von Zweigen willkürlich hervorgerufen werden kann, ist richtig.

Abgeschnittene und mit ihrer unteren Schnittfläche ins Wasser gestellte Zweige bilden im oberen Ende bei weitem mehr Thyllen als im unteren.

7. Die Thyllen dienen in erster Linie als Verstopfungseinrichtungen (Böhm), in zweiter Linie gleich den Holzparenchym- und Markstrahlzellen als stärkespeichernde Organe.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

8. Die bei Holzgewächsen nach vorhergehender Verwundung so oft eintretende Verstopfung der Gefässe mit Gummi ist auch bei krautigen Pflanzen eine häufige Erscheinung.

9. Das Gefässgummi gibt in Folge von Verunreinigung mit „Lignin" oft alle Holzstoffreactionen.

10. Zellwände, welche sonst nie verholzen, erleiden häufig in der Nähe einer Wunde eine chemische Veränderung und zeigen dann Holzstoffreaction.

11. Auch die zwischen den Parenchymzellen liegenden kleinen Luftintercellularen können nach Verwundung durch Gummi verschlossen werden. Das Parenchym erhält in solchen Fällen ein collenchymatisches Aussehen. (Stengel von *Saccharum* und Blattstiel von *Latania*.)

Mitunter werden die Gefässe in der Nähe von Wunden dadurch verschlossen, dass sie von den sich querstreckenden benachbarten Parenchymzellen einfach eingedrückt werden. (Wurzel von *Philodendron* und *Musa*.)

13. Verletzung kann eine Ausfüllung grosser Intercellularen durch thyllenartig auswachsende Parenchymzellen bedingen.

14. Bei der Mehrzahl der Spaltöffnungen von *Tradescantia guianensis* werden in älteren Blättern die Athemhöhlen gewöhnlich durch Mesophyllzellen, welche in den Athemraum eindringen, verstopft.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

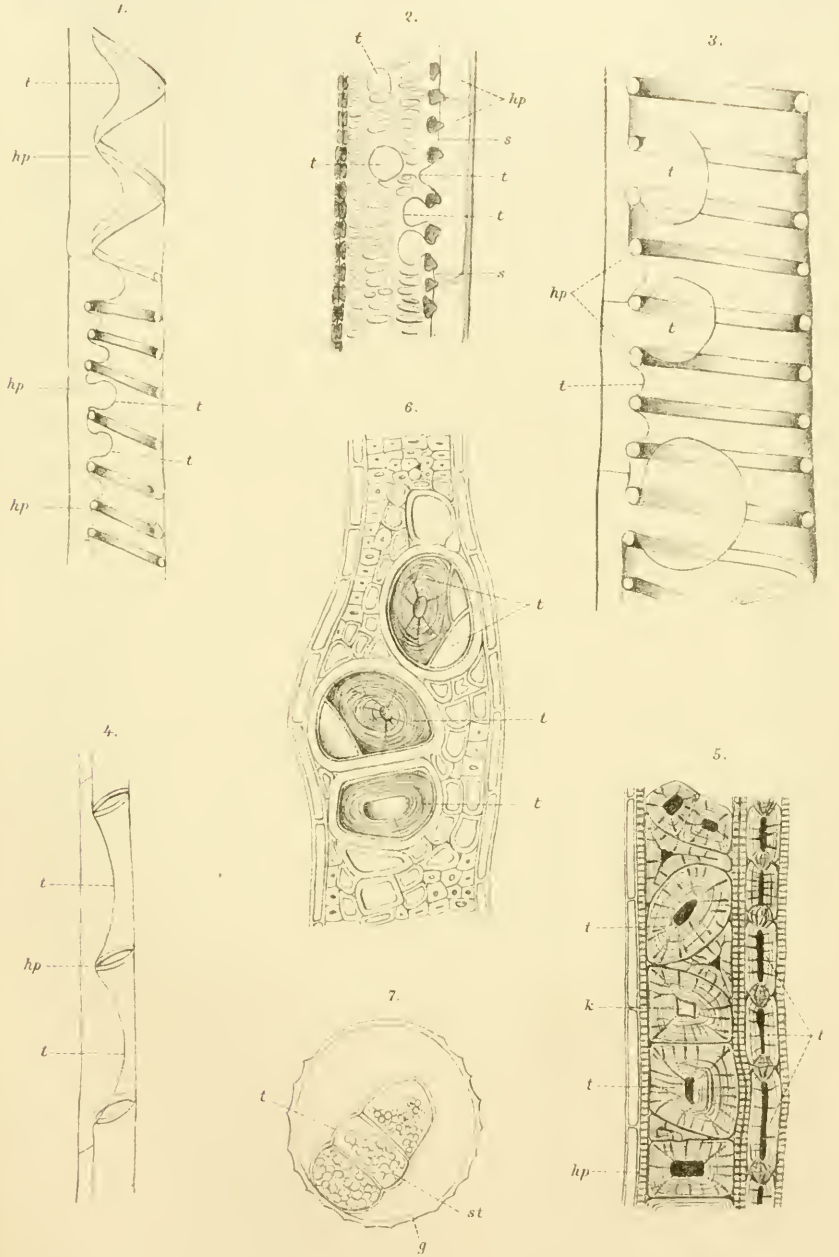
Fig. 1. Schrauben-Ringgefäss von *Bochmeria argentea*. Die Holzparenchymzellen *hp* bilden Thyllen *t* in das Gefäss hinein. Vergr. 460.

„ 2. Tüpfelgefäss von *Bochmeria argentea*. *hp* Holzparenchym, *s* Schliesshäute der einseitigen Hoftüpfel zu Thyllen *t* auswachsend. Vergr. 960.

„ 3. Schraubengefäss von *Musa Ensete*. *hp* Holzparenchymzellen, deren Wände sammt der daranstossenden Gefässwand zu Thyllen *t* auswachsen. Vergr. 460.

„ 4. Ringgefäss von *Canna indica*. Die Holzparenchymzelle *hp* bildet 2 Thyllen *t*. Die Basis einer Thylle entspricht der Entfernung zweier Ringe. Vergr. 460.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

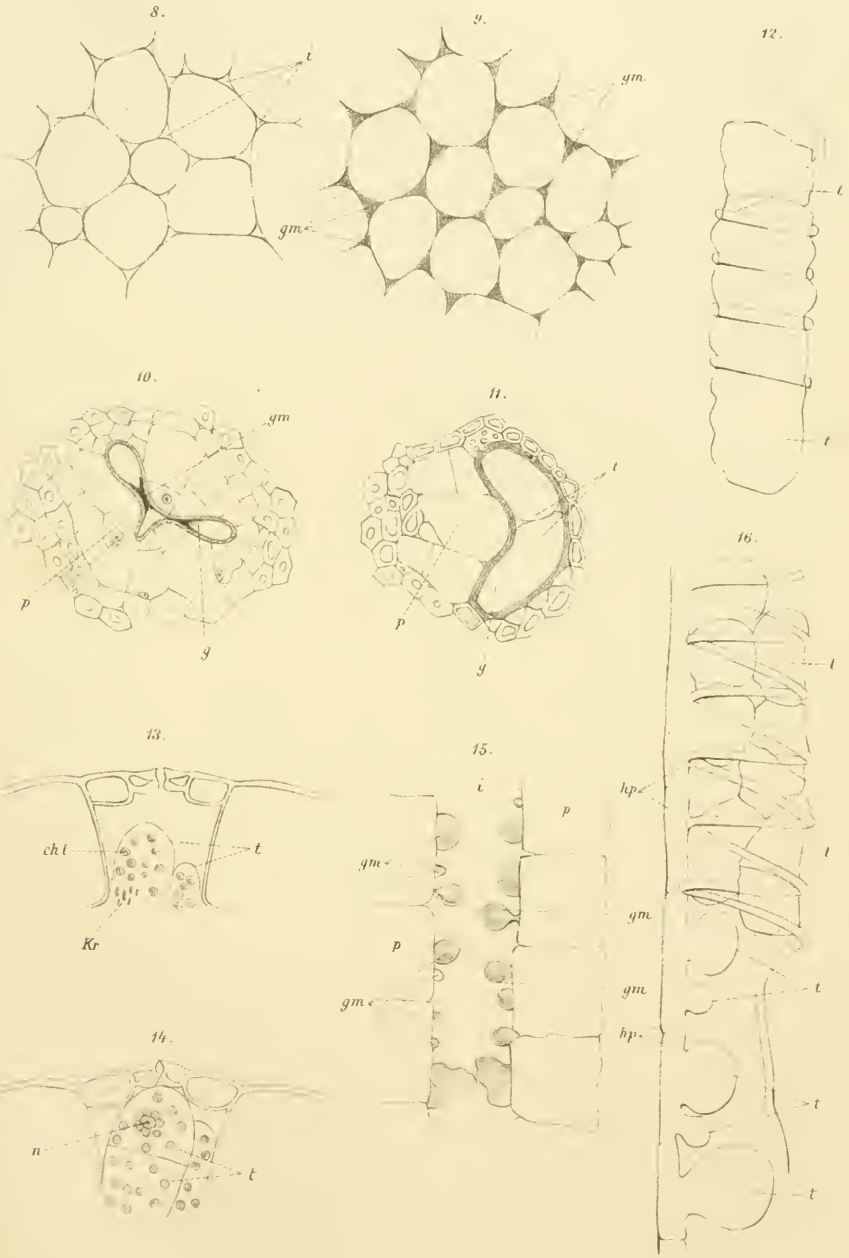


H.Molisch ad nat. del. Lith.Anst.v.Th.Bannwarth Wien, VII.Bez.

Sitzungsberichte d.kais. Akad.d.Wiss. math.naturw. Classe. Bd. XCVII. Abth. I. 1888.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum



Molisch ad nat. del. Anst. v. Th. Bannwarth Wien, VII Bez.

Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wiss. math. naturw. Classe. Bd. XCVII. Abth. I. 1888.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 5. Zwei Gefässe aus dem Kernholz von *Piratinera guianensis*, mit Sclerenchymthyllen *t* ganz erfüllt. *hp* Holzparenchymzellen, *k* Krystall von Kalkoxalat. Vergr. 305.

„ 6. Querschnitt durch altes Holz von *Mespilodaphne Sassafras*. Gefässlumina von relativ dünnwandigen oder sclerenchymatischen Thyllen *t* erfüllt. Vergr. 305.

„ 7. Gefässquerschnitt *g* von *Cuspidaria pterocarpa*. Die ursprüngliche Thylle hat zwei Querwände gebildet. *st* Stärkörner. Vergr. 305.

Tafel II.

Fig. 8. Normales Parenchym aus dem Stengel von *Saccharum officinarum*, *i* Luftintercellularen. Vergr. 305.

„ 9. Dasselbe Parenchym unterhalb einer Schnittwunde etwa drei Wochen nach der Verletzung. Intercellularen nunmehr mit Gummi *gm* ausgefüllt, wodurch das Parenchym ein collenchymatisches Aussehen erhielt. Vergr. 305.

„ 10 und 11. *Philodendron pertusum*. *g* Gefässquerschnitte aus der Wurzel, welche von sich querstreckenden Parenchymzellen *p* eingedrückt werden. *t* Thyllen, *gm* eintretende Gummibildung. Vergr. 305.

„ 12. Schraubengefäss von *Sambucus nigra*. Bei der Isolirung mit Chromsäure ging die Gefässwand ganz verloren. Innerhalb des Schraubenbandes zwei schlauchartige Thyllen. Das Ganze macht den Eindruck, als ob man ein Gefäss vor sich hätte, dessen Schraubenband aussen verläuft. Chromsäure-Safraninpräparat. Vergr. 460.

„ 13 und 14. Spaltöffnungen von *Tradescantia guianensis*, deren Athemhöhle durch thyllenartig auswachsende Mesophyllzellen *t* theilweise oder schliesslich ganz verstopft wird. Diese enthalten reichlich Chlorophyllkörner *chl*, nicht selten Kryställchen von Kalkoxalat *kr* und einem Zellkern *n*.

„ 15. Parenchym aus einem verletzten Stengel von *Canna indica* mit einem Intercellularraum *i*. In demselben scheiden die Parenchymzellen *p* gummiartige Tröpfchen aus *gm*. Vergr. 305.

„ 16. Schraubengefäss von *Musa Ensete* mit Thyllen *t* ganz verstopft. In der unteren Partie der unmittelbare Zusammenhang zwischen Parenchymzellen *hp* und Thyllen *t* sichtbar nach Behandlung mit Chromsäure. Vergr. 460.